Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 3, 2009, с. 257–272

УДК 632.651

ПУТИ СТАНОВЛЕНИЯ ПАРАЗИТИЗМА У ФИТОНЕМАТОД ОТРЯДОВ TYLENCHIDA И APHELENCHIDA

А.Ю. Рысс

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.- Петербург, Россия; e-mail: nema@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Эволюции паразитических нематод растений свойственны следующие основные особенности: прежде всего происхождение фитонематод от сапротрофов (бактерио- и микотрофов), последовательное включение в цикл сначала растений (как факультативных, впоследствии – как облигатных хозяев), а затем насекомых-переносчиков. В ходе эволюции происходила смена факторов видообразования. У примитивных таксонов фитопаразитов видообразование сопряжено с почвенно-климатическими типами, а у наиболее продвинутых таксонов стационарных фитопаразитов – с таксонами растений–хозяев. У специализированных нематод – паразитов надземных частей растений – в циклы включены насекомые–переносчики. Именно насекомые (наиболее позднее приобретение цикла) служат факторами видообразования этих нематод. В ходе паразитарной специализации на разных этапах эволюции (параллельно и независимо в разных линиях) возникали сходные адаптации. При переходе к эндопаразитическому питанию усиливался стилет и три железы глотки увеличивались; их расположение в узком теле нематоды из одноуровневого становилось однорядным; в результате формировалась лопасть из трех желез глотки. При специализации к временному эндопаразитизму в тканях растений у самок корневых нематод происходило укорочение задней части тела и редукция расположенной в ней задней половой трубки. Всем стационарным эндопаразитам свойственно появление специализированной инвазионной стадии личинок в цикле, резкое увеличение диаметра неподвижного тела самки, заполненного гипертрофированной половой системой со зрелыми яйцами, содержащими инвазионных личинок. При переходе к стационарному паразитизму корневых нематод в разных линиях эволюции трофическая и топическая специализация к стационарному паразитизму совершенствовались независимо друг от друга. У таксонов, включивших насекомое–переносчика в жизненный цикл, формировались специализированные трансмиссивные энтомофильные стадии: в одной линии – дауер-личинки, в другой – оплодотворенные, но не яйцепродуцирующие самки. Параллелизмы в возникновении сходных адаптаций подчеркивают общие тенденции паразитарной специализации фитонематод.

Ключевые слова: Nematoda, эволюция, фитонематоды, видообразование, паразит–хозяин, переносчики, микотрофы, дауер-личинки

WAYS OF THE PARASITISM ORIGIN IN THE PHYTONEMATODE ORDERS TYLENCHIDA AND APHELENCHIDA

A.Yu. Ryss

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia; e-mail: nema@zin.ru

ABSTRACT

The following principal features of the plant parasitic nematode evolution are listed and illustrated. Phytonematodes have been originated from saprotrophic nematodes (bacterio- and mycotrophic ones), firstly plant hosts and later insect vectors were consequently included in their life cycle. The speciation factors were changing depending on the stage of evolution of the host–parasite relationships. In the primitive plant parasitic nematode taxa the species divergence is associated with the soil-climatic conditions; in the most advanced taxa of the sedentary phytonema-

todes the co-evolution with their plant host taxa took place; in the nematode taxa associated with insect vectors the insect families served as the speciation factors for nematodes. At the key steps of the host-parasite relations evolution, similar adaptations appeared independently in different phylogenetic lines. In transition to endoparasitic feeding, the stylet enforced and the lobe of the enlarged pharyngeal glands was formed. As the adaptations to the migratory endoparasitism in plant tissues, posterior part of the female body shortened and the posterior genital system branch located there, reduced in the postembryogenesis. In the sedentary endoparasitic nematodes the topic and trophic relations with plant hosts were developing independently (incoherently) in different phylogenetic lines. But all sedentary phytonematodes have common features: the specialized infective juvenile stages were differentiated in the life cycle; the diameter of adult female body, occupied with a hypertrophied genital system with mature eggs containing infective juveniles, has been increased significantly. In insect-vectored nematode taxa the special dispersal entomophilic stages were differentiated in the life cycles by two different phylogenetic lines: in one line the transmission juvenile stages (dauerlarvae) were formed, in the second line – the inseminated but not egg-producing transmission females were arisen. The parallelisms in development of similar adaptations indicate the general principles and tendencies of the plant parasitic nematode evolution.

Key words: Nematoda, evolution, phytonematodes, speciation, host–parasite relationships, insect vectors, mycotrophy, dauerlarva

ВВЕДЕНИЕ

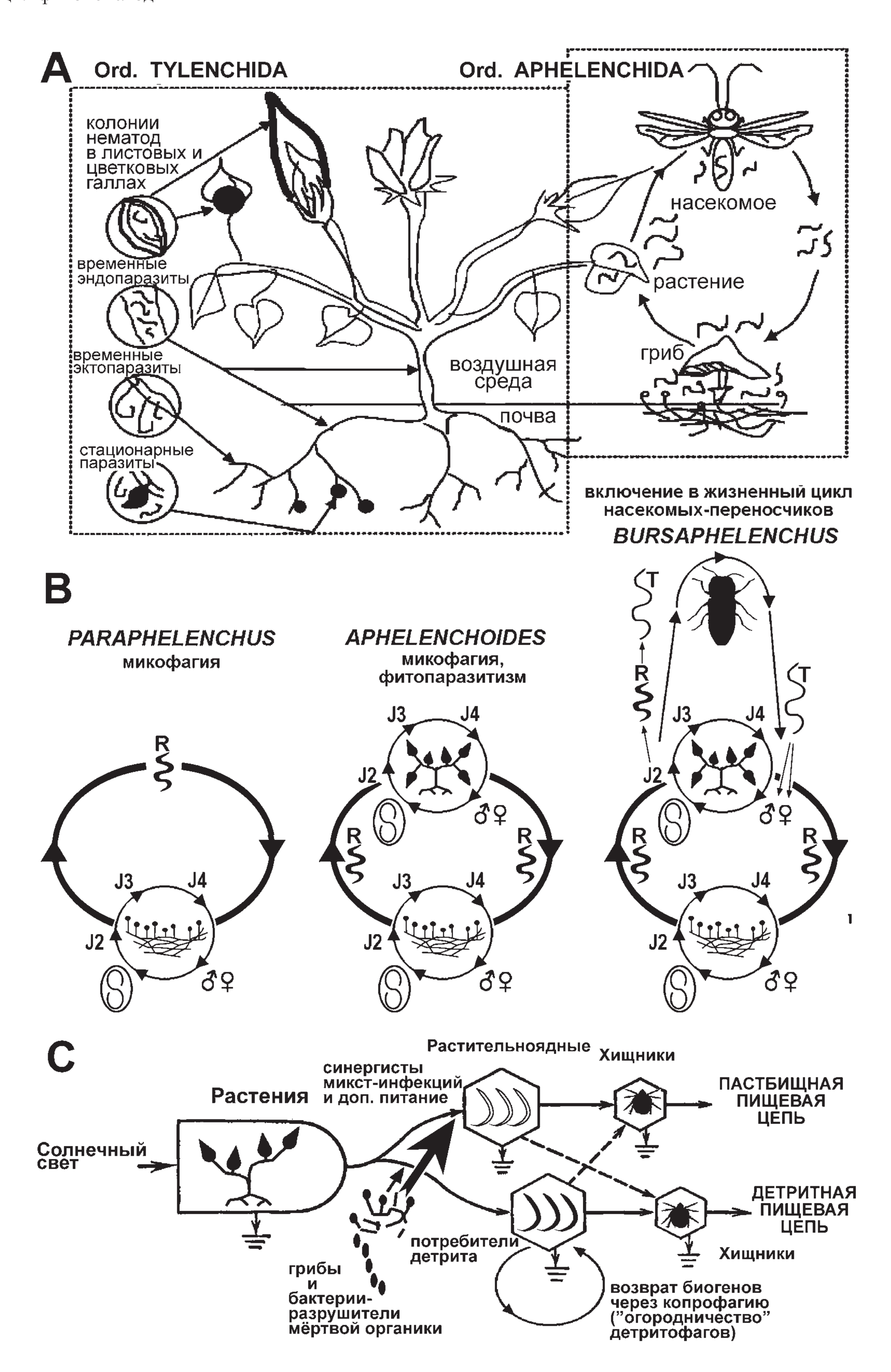
Цель обзорной статьи: сформулировать и проиллюстрировать принципиальные особенности происхождения и эволюции паразито-хозяинных отношений у фитонематод. Материалом для обобщений послужили нематоды близкородственных отрядов Tylenchida и Aphelenchida (подтип Rhabditia, syn. Secernentea), к которым относятся более 90% всех известных видов паразитических нематод растений. Данная статья – сделанное на основе сравнительно-паразитологического анализа обобщение многолетних работ автора, а также наиболее важных обзоров по затрагиваемой теме.

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ПОЯВЛЕНИЯ ХОЗЯЕВ-РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ – В ЭВОЛЮЦИИ ЦИКЛОВ НЕМАТОД

Для нематод отряд Tylenchida (в основном паразитов корней растений) характерен жизненный цикл с одним хозяином – растением, тогда как для многих нематод отряда Aphelenchida (в большинстве случаев – паразитов надземных частей растений) свойствен цикл с тремя категориями хозяев – грибами, растениями и насекомыми-переносчиками (Рис. 1A). На основании филогенетического древа, построенного по морфологическим признакам (Рысс 2007а), и

Рис. 1. Жизненные циклы фитонематод и их место в эволюции экосистем. (A, B – ориг., C – оригинальная модификация принципиальной схемы Одума 1986).
A – жизненные циклы фитонематод: гомоксенные (отряд Tylenchida) и поликсенные (отр. Aphelenchida); B – пути проникновения нематод отряда Aphelenchida в хозяев: *Paraphelenchus* – нематоды–микотрофы; *Aphelenchoides* – нематоды, сочетающие микотрофию и фитопаразитизм; *Bursaphelenchus* – нематоды с триксенным циклом, включающим гриб, древесное растение и насекомого–переносчика; C – схемы пастбищной и детритной пищевых цепей с участием нематод и грибов: нижняя цепь блоков – основные компоненты детритной пищевой цепи, верхняя цепь блоков – компоненты пастбищной пищевой цепи. R – специализированная резистентная стадия (личинка), T – трансмиссивная стадия (дауер-личинка, специализированная личинка трансмиссивного поколения), J2–J4 – стадии личинок пропагативного поколения.

Fig. 1. Life cycles of the phytonematodes and their role in the evolution of the ecosystems (A, B – orig., C – original modification of the principal model by Odum 1986).
A – life cycles of the phytonematodes: homoxenic (order Tylenchida) and polyxenic (order Aphelenchida); B – ways of the penetration of the nematodes of the order Aphelenchida in their hosts: *Paraphelenchus* – micotrophic nematodes; *Aphelenchoides* – nematodes combining mycotrophy and plant parasitic feeding; *Bursaphelenchus* – nematodes of the trixenic cycle including fungus, woody plant host and the insect vector; C – diagrams of pasture and detritus food chains with participation of nematodes and fungi; lowest chain of blocks – main components of the detritus food chain; upper chain of blocks – components of the pasture food chain. R – specialized resistant stage (juvenile), T – transmission stage (*dauerlarva*, specialized juvenile of the transmission generation), J2–J4 – juvenile stages of the propagative generation.


A
Ord. TYLENCHIDA
Ord. APHELENCHIDA
колонии нематод в листовых и цветковых галлах
временные эндопаразиты
временные эктопаразиты
стационарные паразиты
воздушная среда
почва
насекомое
растение
гриб
включение в жизненный цикл насекомых-переносчиков
BURSAPHELENCHUS
B
PARAPHELENCHUS
микофагия
APHELENCHOIDES
микофагия, фитопаразитизм
R
T
J2
J3
J4
♂♀
C
Растительноядные
Хищники
синергисты микст-инфекций и доп. питание
Растения
ПАСТБИЩНАЯ ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ
Солнечный свет
ДЕТРИТНАЯ ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ
потребители детрита
Хищники
грибы и бактерии-разрушители мёртвой органики
возврат биогенов через копрофагию ("огородничество" детритофагов)

изученных циклов афеленхид можно представить следующую схему включения хозяев в цикл афеленхид (Рис. 1B). В примитивном цикле нематод рода *Paraphelenchus* единственным хозяином служит гриб-базидиомицет. Затем к грибу в цикле присоединялось растение, которое из первично факультативного хозяина (больное растение с микст-инфекцией «нематода-гриб») становилось облигатным, а гриб – факультативным. Например, земляничные нематоды *Aphelenchoides fragariae* в пленке утренней росы взбираются вверх и проникают в растение через устьица листьев, затем мигрируют внутри по всему телу растения. У более специализированных нематод (род *Bursaphelenchus* сем. Parasitaphelenchidae) в цикл включается переносчик, обеспечивающий транспортировку нематоды от одного очага сапробиотического разложения (или от больного растения) к другому (Hunt 1993; Рысс 2007). По данным экологов свободноживущие нематоды в экосистемах в основном являются членами детритной пищевой цепи (Одум 1986). Разложение в биотопах суши идет различно в двух горизонтах почвы: сверху грубый органический материал подстилки разлагается грибами, тогда как нижележащий гумусовый горизонт подвергается преимущественно бактериальному разложению (Добровольский 1976). Естественно, что состав нематод надземных частей растений формировался из близлежащего горизонта – подстилки, и в растение попадали комплексы микст-инфекций «нематода + гриб». При переходе к фитофагии нематоды из звена детритной цепи превращались в компонент пастбищной пищевой цепи (Рис. 1C). Фитопатогенные комплексы малоспециализированных фитонематод с грибами-разрушителями – наследие детритной пищевой цепи. В таких комплексах нематоды взаимодействуют с другими патогенами как синергисты, усугубляющие заболевание растения–хозяина. Более специализированные фитопаразитические нематоды избавляются от связи с грибами (патогенами-синергистами), приобретая тонкие адаптации к растению–хозяину. Поскольку очаги сапробиотического разложения рассеяны в пространстве, нематодам эволюционно выгодно было использовать насекомых-детритофагов в качестве транспорта для расселения между очагами. Форезия примитивных нематод-сапротрофов (отрядов Rhabditida, Cephalobida, Diplogasterida, Panagrolaimida) посредством насекомых хорошо известна (Rühm 1956; Курашвили и др. 1980, Poinar 1972; Спиридонов 2002; Stock 2004, 2005; Magalhães et al. 2008). Насекомые затем становились переносчиками фитопатогенных инфекций, связанных с нематодами.

Нематоды отряда Tylenchida берут свое происхождение от почвенных бактериотрофов, перешедших к альгофагии и питанию за счет корневых волосков и клеток покровов высших растений, а также микотрофике (Siddiqi 1986, 2000). Стома тиленхид (стоматостиль) представляет собой преобразованную стому бактериотрофов – общих предков с нематодами отряда Cephalobida (Baldwin et al. 2004). Aphelenchida – более молодой и близкородственный тиленхидам отряд нематод. Стома афеленхид гомологична стоме тиленхид, однако упрощена. Стилет тиленхид включает следующие части-гомологи стомы сецернентов-бактериотрофов: метарабдионы (конус и рукоятка стилета), и телорабдионы (базальные головки стилета), тогда как весь стилет афеленхид гомологичен телорабдионам (Siddiqi 2000). В работе Балдвина с соавторами (Baldwin et al. 2004) телорабдионы, т. е. не линяющая с внешней кутикулой часть стомы, названы стегостомой. Ряд примитивных тиленхид перешел к микотрофике, например нематоды подотряда Anguinina. Микотрофика свойственна всем нематодам отряда Aphelenchida, поэтому можно полагать, что афеленхиды произошли от одной из ветвей примитивных микотрофов отряда Tylenchida.

СМЕНА ФАКТОРОВ ВИДООБРАЗОВАНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ФИТОНЕМАТОД ПО МЕРЕ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ПАРАЗИТАРНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

На Рис. 2 параметры находок нематод видов рода *Pratylenchus* и других широко распространенных видов семейства примитивных эндопаразитических нематод-пратиленхид, накопленные за многие годы исследований и взятые из достоверных публикаций в литературе по роду (Рысс 1988), нанесены на диаграмму типов почв, построенную в соответствии с концепцией «глобальной экологии» Григорьева и Будыко (1956) и Будыко (1977). Из полученной диаграммы (Рис. 2) можно сделать вывод: один вид нематод

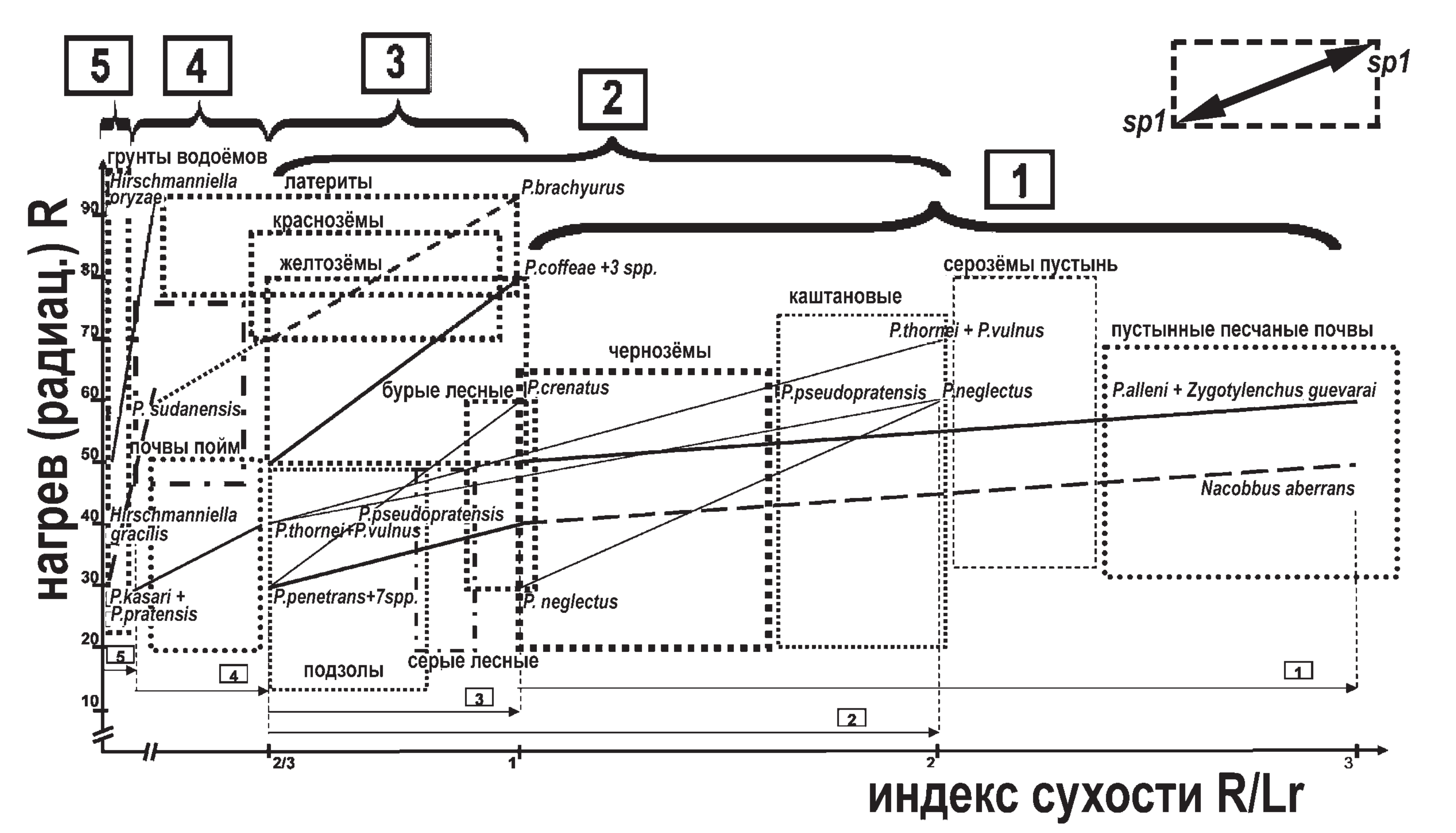


Рис. 2. Почвенно-климатические ареалы видов сем. Pratylenchidae. Ось ординат – *радиационный индекс* (нагрев), ось абсцисс – радиационный *индекс сухости* (увлажнение). Ареалы основных типов почв обозначены прямоугольниками. Данные по видам нематод представлены в виде диагоналей, маркирующих прямоугольный ареал каждого вида (чтобы не путать с ареалами почвенных типов): это показано в верхней правой части рисунка на примере ареала воображаемого вида *sp1*. Данные по увлажнению биотопов нематод корректировались по характеристикам растений-хозяев в отношении увлажнения. Пять эколого-географических групп видов указаны над осью абсцисс (*индекс сухости*) цифрами в рамках: 1 – виды почв недостаточного увлажнения; 2 – виды почв уравновешенного, умеренно недостаточного и умеренно избыточного увлажнения; 3 – виды почв умеренно избыточного и избыточного увлажнения; 4 – виды почв постоянного грунтового увлажнения; 5 – виды грунтов водоемов и почв, подвергающихся временному затоплению.

Fig. 2. Soil-climatic areas of species distribution (areals) in the fam. Pratylenchidae. Axes: y–coordinate – *radiation index* (heating), x–coordinate – *dryness index* (moistening). Distribution of main soil types are indicated by rectangular frames bordered by different lines. Data on different nematode species are shown by diagonals which mark the areas of species distribution: it is shown at the upper right corner on example of the area of conceptual species distribution *sp1*. Five ecological-geographic species groups are indicated above the x–coordinate (*dryness index*) with digits in frames: 1 – species of the soil types with insufficient moistening; 2 – species of the soil types with the balanced, moderately insufficient and moderately redundant moistening; 3 – species of the soil types with moderately moderate redundant and redundant moistening; 4 – species of the soils with permanent ground moistening; 5 – species of the water basin grounds and seasonal overflooded soils.

встречается в близких типах почв. Тот же вывод справедлив для близкородственных видов одного кластера дендрограммы рода, построенного по морфологическим признакам. Напротив, виды, сильно отличающиеся по морфологическим признакам, обнаружены в далеко отстоящих почвенно-климатических типах. Следовательно, дивергенция по почвенно-климатическим условиям была ведущим фактором видообразования у примитивных корневых нематод сем. Pratylenchidae (Рысс 1988).

В то же время было продемонстрировано, что у высокоспециализированных стационарных паразитических нематод сем. Heteroderidae, Meloidogynidae и Anguinidae происходила дивергенция по типу сопряженной эволюции с таксонами растений-хозяев (Кралль и Кралль 1978; Stone 1979; Karssen 2002; Subbotin et al. 2004, 2006). На примере рода *Bursaphelenchus* показано, что у нематод с жизненным циклом, включающим переносчика, видообразование связано с дивергенцией по семействам насекомых-переносчиков при широкой специфичности к растениям-хозяевам (Ryss et al. 2005; Рысс 2007а; Рысс и др. 2008) (Рис. 3). Это значит, что в эволюции фитонематод происходила смена ведущего фактора видообразования. У примитивных таксонов нематод фактором видообразования были почвенно-климатические условия; по мере специализации к растениям корневых нематод таким фактором становились таксоны растений-хозяев, и на завершающей стадии (при включении в цикл самого позднего звена – насекомых) видообразование сопряжено с таксонами насекомых-переносчиков.

Эволюционные параллелизмы наглядно демонстрируют закономерности паразитарной специализации. Ниже приведены примеры сходных адаптаций к хозяевам для важнейших этапов эволюции фитонематод.

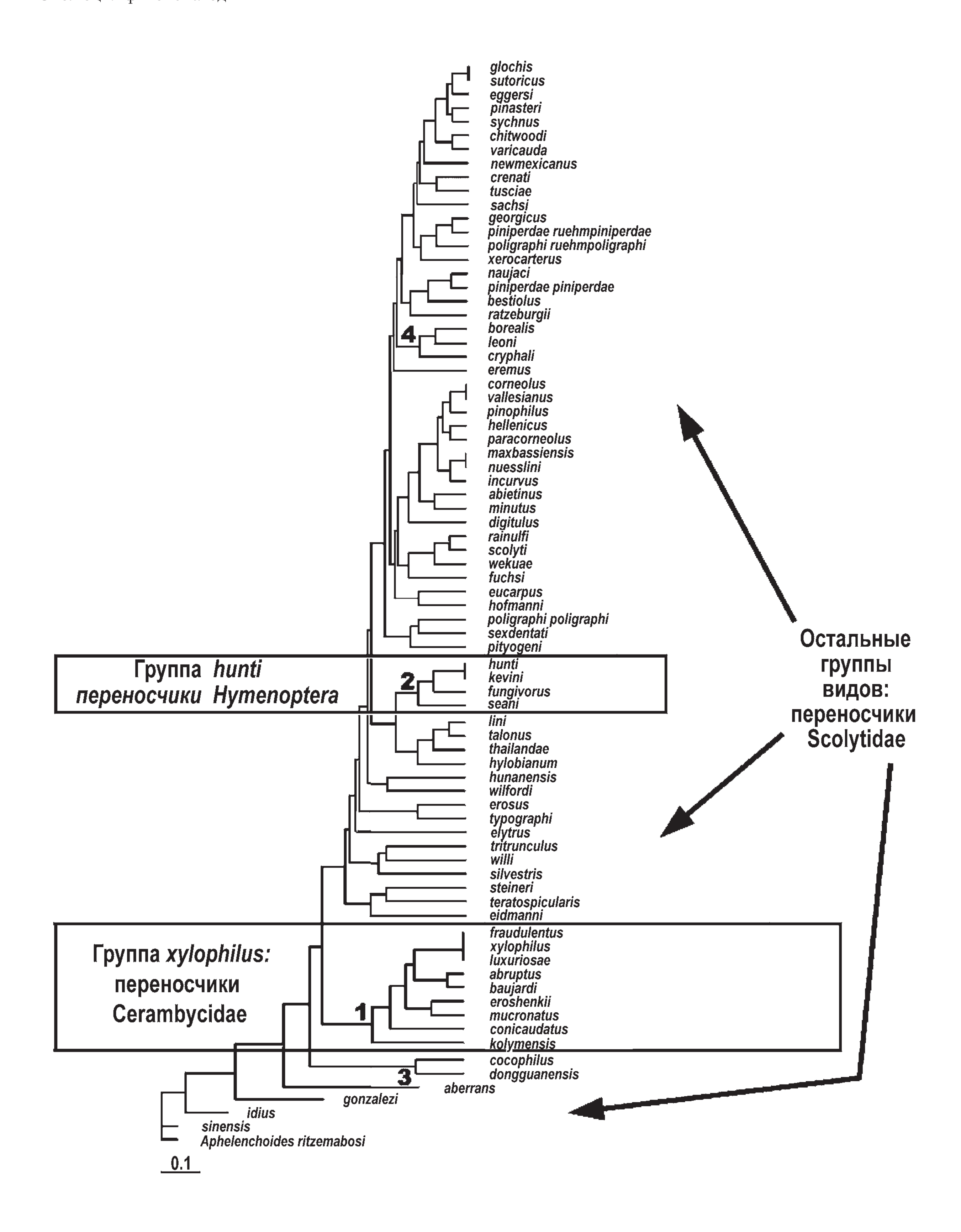
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПЕРЕХОД К ЭНДОПАРАЗИТИЧЕСКОМУ ПИТАНИЮ: УСИЛЕНИЕ СТИЛЕТА, ФОРМИРОВАНИЕ ЛОПАСТИ ЖЕЛЕЗ

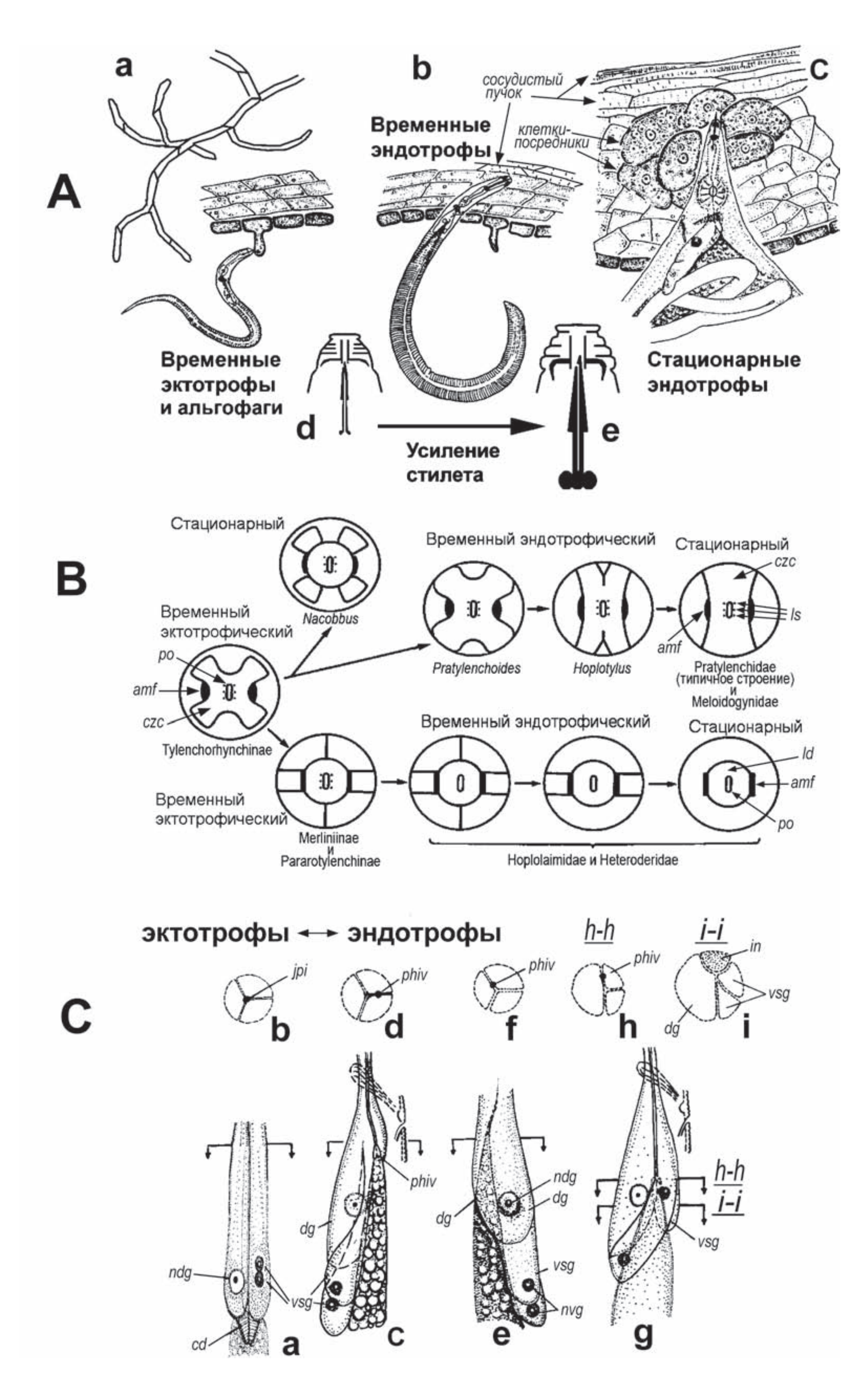
Можно выделить три этапа специализации паразитарной трофики фитонематод в эволюции (Рис. 4А). Начальный этап: нематода прокалывает ротовым стилетом целлюлозные стенки клеток водорослей и корневых волосков, впрыскивает секрет желез глотки внутрь клетки растения, а затем всасывает растворенное содержимое. Последующий этап эволюции – временное эндопаразитическое питание с погружением передней части тела в паренхиму корня. Заключительный этап – стационарное эндопаразитическое питание: нематода питается постоянно на одном участке за счет индуцированных нематодой в тканях растения клеток-посредников между ее ротовым стилетом и сосудистым пучком корня растения–хозяина (Рысс 1987) (Рис. 4А.*c*). На примере нематод надсемейства Hoplolaimoidea можно показать, что этот переход от примитивного временного питания поверхностными тканями корня к временному эндопаразитическому, а затем к стационарному питанию происходит независимо и параллельно в двух филогенетических линиях надсемейства (Рис. 4В). Он связан с параллельным усилением ротового стилета (стоматостиля), а также с преобразованиями железистой части глотки.

У примитивных эктотрофов (начальный этап эволюции питания) три гигантские железы глотки находятся на одном уровне и отделены от среднего кишечника мощным кардиальным сфинктером. При переходе к более специализированной эндотрофике секреторная активность желез глотки возрастает – они увеличиваются в размерах и более не могут находиться на одном уровне в узком теле нематоды. Поэтому тела же-

Рис. 3. Дендрограмма общего фенетического сходства (UPGMA, standard distance: mean character difference) видов рода *Bursaphelenchus*, основанная только на признаках копулятивных органов. Кластеры пронумерованы: 1 – «*xylophilus*»; 2 – «*hunti*»; 3 – «*cocophilus*»; 4 – «*borealis*». *Aphelenchoides ritzemabosi* включен как внешняя группа древа. Дистанционное значение ME = 13.34; парсимонические значения: длина древа = 261; CI = 0.38; RI = 0.59; RC = 0.22; G–fit = –2.00. (по: Ryss et al. 2005, с изменениями).

Fig. 3. Dendrogram of the general phenetic similarity (UPGMA, standard distance: mean character difference) of the *Bursaphelenchus* species based on the characters of copulatory organs only. Numbers of clusters: 1 – «*xylophilus*»; 2 – «*hunti*»; 3 – «*cocophilus*»; 4 – «*borealis*». *Aphelenchoides ritzemabosi* is included as the outgroup. Distance value ME = 13.34; parsimony indices: tree length = 261; CI = 0.38; RI = 0.59; RC = 0.22; G–fit = –2.00. (after Ryss et al. 2005, modified).


glochis
sutoricus
eggersi
pinasteri
sychnus
chitwoodi
varicauda
newmexicanus
crenati
tusciae
sachsi
georgicus
piniperdae ruehmpiniperdae
poligraphi ruehmpoligraphi
xerocarterus
naujaci
piniperdae piniperdae
bestiolus
ratzeburgii
borealis
leoni
cryphali
eremus
corneolus
vallesianus
pinophilus
hellenicus
paracorneolus
maxbassiensis
nuesslini
incurvus
abietinus
minutus
digitulus
rainulfi
scolyti
wekuae
fuchsi
eucarpus
hofmanni
poligraphi poligraphi
sexdentati
pityogeni
hunti
kevini
fungivorus
seani
lini
talonus
thailandae
hylobianum
hunanensis
wilfordi
erosus
typographi
elytrus
tritrunculus
willi
silvestris
steineri
teratospicularis
eidmanni
fraudulentus
xylophilus
luxuriosae
abruptus
baujardi
eroshenkii
mucronatus
conicaudatus
kolymensis
cocophilus
dongguanensis
aberrans
gonzalezi
idius
sinensis
Aphelenchoides ritzemabosi
0.1
1
2
3
4
Группа hunti
переносчики Hymenoptera
Группа xylophilus:
переносчики
Cerambycidae
Остальные
группы
видов:
переносчики
Scolytidae


A
a
b
c
сосудистый пучок
Временные эндотрофы
клетки-посредники
Временные эктотрофы и альгофаги
Стационарные эндотрофы
d
e
Усиление стилета
B
Стационарный
Nacobbus
Временный эндотрофический
Стационарный
czc
ls
amf
Временный эктотрофический
po
amf
czc
Tylenchorhynchinae
Pratylenchoides
Hoplotylus
Pratylenchidae (типичное строение) и Meloidogynidae
Временный эндотрофический
Стационарный
ld
amf
po
Временный эктотрофический
Merliniinae и Pararotylenchinae
Hoplolaimidae и Heteroderidae
C
эктотрофы ↔ эндотрофы
h-h
i-i
jpi
phiv
phiv
phiv
in
vsg
dg
b
d
f
h
i
phiv
ndg
dg
h-h
i-i
dg
dg
vsg
ndg
vsg
vsg
nvg
cd
a
c
e
g

лёз ложатся в ряд (возникает их гетеротопия), и таким образом формируется задняя железистая лопасть глотки (Рысс 1987, 1988; Ryss 1993). При этом кардиальный сфинктер, скреплявший сзади тела желез на одном уровне, редуцируется (это необходимо для высвобождения желез) и смещается кпереди между телами желез (Рис. 4С). Хотя общая тенденция к формированию лопасти наблюдается в разных филогенетических линиях, конкретное расположение каждой из желез (крупной дорсальной и более мелких правой и левой вентросублатеральной), а также местоположение кардиального клапана – рудимента кардиального сфинктера – у таксонов разных филогенетических линий различно (Рысс 1988, Рис. 4С).

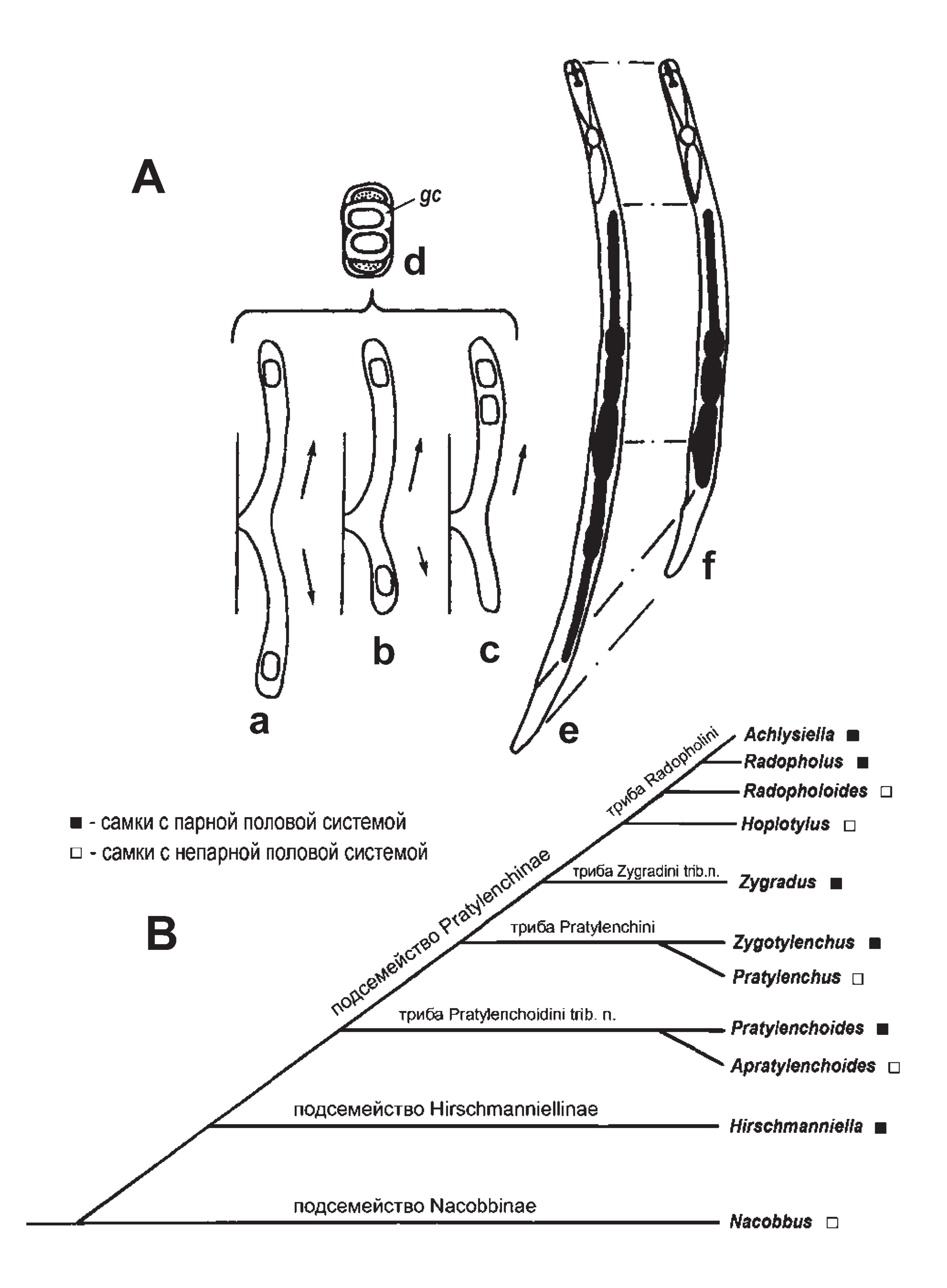
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПЕРЕХОД К ВРЕМЕННОМУ ЭНДОПАРАЗИТИЗМУ: РЕДУКЦИЯ ЗАДНЕЙ ВЕТВИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМОК И УКОРОЧЕНИЕ ТЕЛА У ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ

Другой параллелизм наблюдается в редукции задней ветви гонады самок нематод. Исходный тип женской половой системы – двуветвистая (парная) гонада самок, состоящая из двух антидромных трубок. Исследован морфогенез женской гонады в постэмбриогенезе у 12 видов пратиленхид, 3 видов отряда афеленхид, 5 видов внешних групп (семейства ангвинид и тиленхид) (Рысс 1981, 1988; Ryss 1993; Рысс и Чернецкая 2009а, б). У личинок первой и второй стадий половой зачаток содержит две крупные герминальные клетки и две соматические клетки. Каждая герминальная клетка впоследствии даёт начало яичнику соответствующей ветви гонады. Соматические клетки зачатка дают начало клеткам соматических отделов и выстилки половой трубки. Таким образом, имеется ранняя детерминация проспективного значения клеток полового зачатка. У видов с двуветвистой гонадой каждая из герминальных клеток по мере развития половой системы смещается на конец каждой из двух ветвей гонады и дает начало яичнику (Рис. 5А). Однако у многих таксонов наблюдается сдерживание развития задней ветви полового зачатка и задержка роста поствульварной (расположенной позади места прикрепления полового зачатка) части тела. В результате тело укорачивается, а задняя половая трубка становится нефункциональной (редуцированной). Такое сдерживание роста червя в постэмбриогенезе часто встречается у временных эндопаразитических нематод, поскольку нематодам с коротким телом лег-

---

Рис. 4. Эволюция типов паразитарного питания фитонематод (По: Рысс 1987, 1988, с изменениями).
A – типы питания фитонематод отряда Tylenchida: a – питание корневыми волосками и альгофагия (эктотрофика); b – временная эндопаразитическая трофика; c – стационарная эндопаразитическая трофика; d – стилет эктотрофов; e – стилет эндотрофов. B – филогения нематод надсем. Hoplolaimoidea, построенная на основании эволюции головной области. Указаны типы паразитарного питания, которые эволюционировали параллельно в двух линиях развития надсем. Hoplolaimoidea. C – строение железистой части глотки пратиленхид (схема): a, b – эктотрофы, остальное – эндотрофы; a, c, e, g – общий вид задней части глотки в боковой проекции; b, d, f, h, i – поперечное сечение глотки вблизи от места соединения глотки со средней кишкой: a, b – тиленхоидная глотка; c, d – *Radopholus, Radopholoides* и *Hoplotylus*; e, f – *Pratylenchus* и *Zygotylenchus*; g, h, i – *Pratylenchoides* и *Apratylenchoides*. Уровни поперечных сечений показаны линиями со стрелками; на h и i – поперечные сечения глотки на уровнях h–h и i–i соответственно.
amf – амфид, *cd* – кардиальный сфинктер, *czc* – центральная зона головной области, *dg* – дорсальная железа, *in* – средний кишечник, *jpi* – соединение глотки с кишечником, *ld* – губной диск, *ls* – губные сенсиллы, *ndg* – ядро дорсальной железы, *nvg* – ядро вентросублатеральной железы, *phiv* – глоточно–кишечный клапан, *po* – ротовое отверстие, *vsg* – вентросублатеральная железа.

Fig. 4. Evolution of the parasitic feeding of phytonematodes (From Ryss 1987, 1988, modified).
A – types of feeding of the nematodes of the order Tylenchida: a – feeding on the root hairs and algotrophy (ectotrophic); b – temporary endoparasitic trophism; c – sedentary endoparasitic feeding; d – stylet of ectotrophs; e – stylet of endotrophs; B – phylogeny of the superfam. Hoplolaimoidea based on the evolution of the cephalic region morphology of nematodes. Types of parasitic feeding which evolved independently in 2 phylogenetic lines are indicated. C – structure of the glandular part of pharynx in the fam. Pratylenchidae (diagram): a–b – ectotrophs, other figures – endotrophs; a, c, e, g – lateral view; b, d, f, h, i – transversal section of pharynx near the junction pharynx–mid-intestine: a, b – tylenchoid pharynx; c, d – *Radopholus, Radopholoides* и *Hoplotylus*; e, f – *Pratylenchus* and *Zygotylenchus*; g, h, i – *Pratylenchoides* and *Apratylenchoides*. Levels of transversal sections are indicated with arrows; on h and i – transversal sections of pharynx on levels *h–h* and *i–i*, correspondingly.
amf – amphid, *cd* – cardium, *czc* – central zone of the cephalic region, *dg* – dorsal galnd, *in* – midintestine, *jpi* – junction of pharynx with mid–intestine, *ld* – labial disc, *ls* – lip sensilla, *ndg* – nucleus of dorsal gland, *nvg* – nucleus of ventrosublateral gland, *phiv* – pharynx–midintestine valve, *po* – prestoma orifice, *vsg* – ventrosublateral gland.


A
gc
d
a
b
c
e
f
■ - самки с парной половой системой
□ - самки с непарной половой системой
B
подсемейство Pratylenchinae
триба Radopholini
Achlysiella ■
Radopholus ■
Radopholoides □
Hoplotylus □
триба Zygradini trib.n.
Zygradus ■
триба Pratylenchini
Zygotylenchus ■
Pratylenchus □
триба Pratylenchoidini trib. n.
Pratylenchoides ■
Apratylenchoides □
подсемейство Hirschmanniellinae
Hirschmanniella ■
подсемейство Nacobbinae
Nacobbus □

че передвигаться среди плотных клеточных стенок в тканях растения. Например, сокращение задней части тела с редукцией заднее половой трубки наблюдается как тенденция в сем. Pratylenchidae. На филогенетическом древе пратиленхид показано, что в различных филогенетических линиях (подсемействах и трибах) имеются роды как с парной, так и с непарной женской гонадой самок (Рис. 5B). В разных линиях редукции подвергаются различные отделы задней половой трубки (Рысс 1988).

Независимое происхождение свойственно для внешне сходных временных эндопаразитических нематод. Это можно показать на примере сем. Pratylenchidae (отряд Tylenchida) и сем. Aphelenchoididae (отряд Aphelenchida). Так, сем. Pratylenchidae – относится к линии эволюции от эктопаразитических тиленхоринхид к стационарным галловым нематодам сем. Meloidogynidae, а сем. Aphelenchoididae – это промежуточная стадия эволюции от микофагов (сем. Aphelenchidae) к энтомофорезии и энтомопаразитизму нематод сем. Parasitaphelenchidae и другим высшим нематодам надсем. Aphelenchoidoidea (Рысс 1987, 1988, 2007а).

АДАПТАЦИИ К СТАЦИОНАРНОМУ ПАРАЗИТИЗМУ В РАСТЕНИЯХ: ПОЯВЛЕНИЕ РАССЕЛИТЕЛЬНЫХ ЛИЧИНОК И ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА У ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ. НЕЗАВИСИМОСТЬ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ТРОФИЧЕСКОЙ И ТОПИЧЕСКОЙ СВЯЗЕЙ С РАСТЕНИЕМ–ХОЗЯИНОМ

Всем стационарным эндопаразитам свойствен ряд общих черт: появление специализированной инвазионной стадии личинок в цикле, резкое увеличение диаметра неподвижного тела самки, заполненного гипертрофированной половой системой со зрелыми яйцами, содержащими инвазионных личинок (Рысс 1987).

Нематоды паразитируют в очень тонких неодревесневших кончиках корней растений, поэтому крупным червям нелегко разместиться внутри хозяина. Одним из эволюционных решений проблемы размещения паразита служит резкое уменьшение половозрелых стадий в размерах. Этим путем шла эволюция временных эндопаразитов корней. Таксоны, самки которых превратились в стационарных паразитов с крупным мешковидным телом, выработали другое решение задачи размещения в хозяине: нематоды индуцируют галлообразование, т. е. разрастание вокруг паразитической самки тканей растения. Индукция стационарным паразитом галлообразования независима от механизма индукции в тканях растения клеток-посредников питания. Это две совершенно разные адаптации в эволюции фитонематод, что можно доказать сравнением жизненных циклов стационарных паразитов.

На Рис. 6 представлены схемы жизненных циклов корневых нематод, состоящие из пяти стадий (последняя пятая стадия – половозрелые особи), из которых четыре находятся за пределами яйца (первая линька внутри яйцевой оболочки). У примитивных эктопаразитов (семейства Tylenchorhynchidae и Hoplolaimidae) все четыре внеяйцевые стадии цикла являются и питающимися, и расселительными. В линии Pratylenchidae–Meloidogynidae наблюдается переход и к стационарному питанию за счет клеток посредников, и к галлообразованию (Рис. 6А).

Рис. 5. Морфогенез половой системы самок и филогения временных эндопаразитических нематод сем. Pratylenchidae (по: Рысс 1988, с изменениями).
A – морфогенезы женской гонады и соотношение отделов тела у пратиленхид; B – схема филогенетических отношений сем. Pratylenchidae. a–c – схема морфогенезов женской гонады: a – исходный тип морфогенеза (*Pratylenchoides crenicauda*, *Hirschmanniella gracilis*), b – *Pratylenchus* spp., c – *P. scribneri*, d – строение полового зачатка у личинок 2-й стадии; e, f – соответствие отделов тела у пратиленхид с парной (e) и с непарной (f) половой системой самок, *gc* – герминальная клетка. Стрелками показано перемещение герминальных клеток полового зачатка.

Fig. 5. Morphogenesis of the female reproductive system and the phylogeny of the migratory endoparasites of the fam. Pratylenchidae (after Ryss 1988, modified).
A – morphogenesis of the female genital system and the correspondence of the body parts in partylenchids; B – diagram of the phylogenetic relations in the fam. Pratylenchidae. a–c – the diagram of the morphogenesis of the female genital system: a – initial type of the morphogenesis (*Pratylenchoides crenicauda*, *Hirschmanniella gracilis*); b – *Pratylenchus* spp.; c – P. *scribneri*; d – structure of the genital primordium in the 2 stage juveniles; e, f – correspondence of the body parts in pratylenchids with paired (e) and with unpaired (f) females genital systems; *gc* – germinal cell. Morphogenesis shifts of the germinal cells in the genital primordium are marked by arrows.

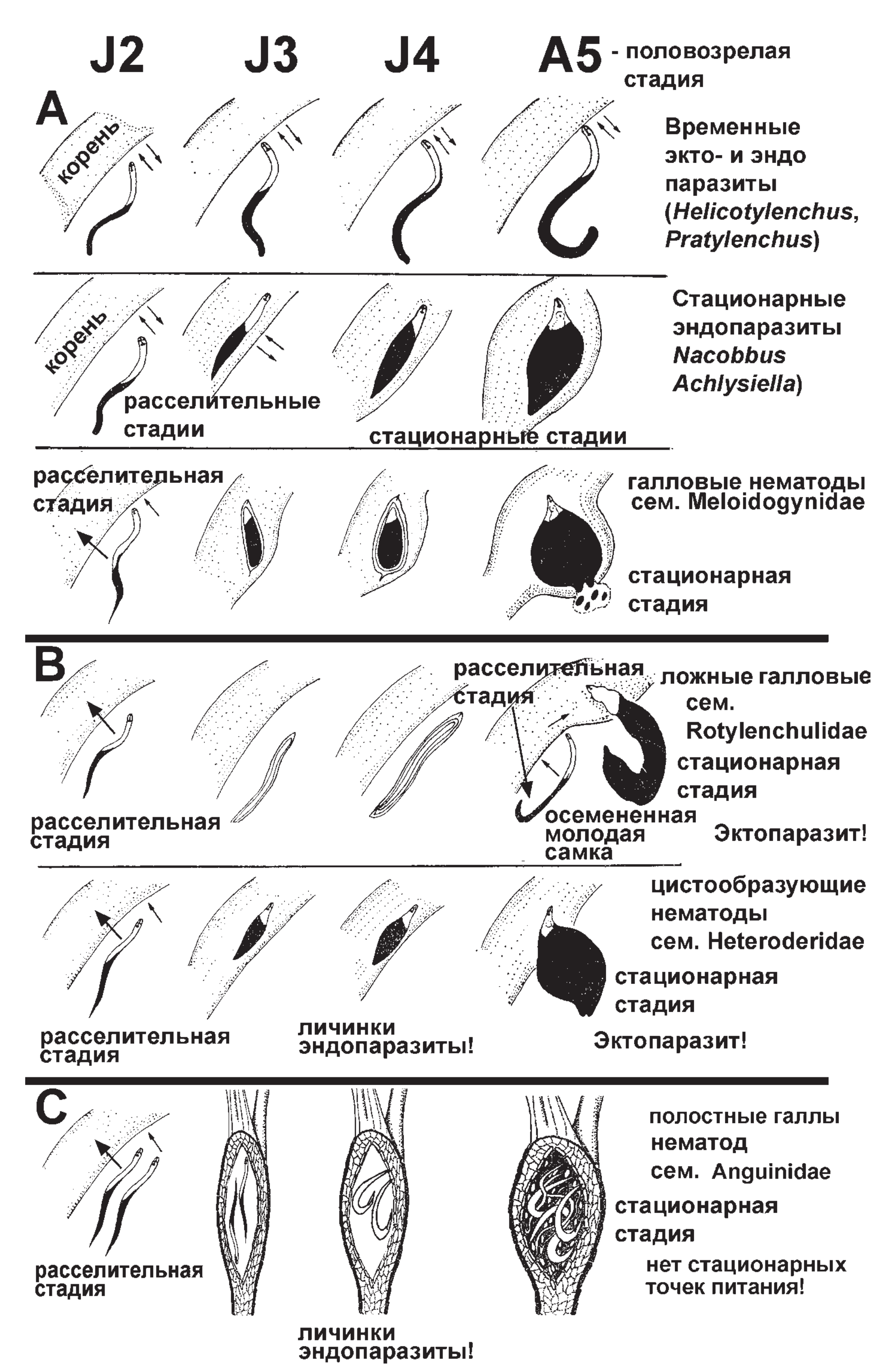


Рис. 6. Жизненные циклы фитонематод отряда Tylenchida. A–C – филогенетические линии к стационарным эндопаразитам: A – Pratylenchidae–Meloidogynidae; B – Rotylenchulidae–Heteroderidae; C – Anguinidae. J2, J3, J4 – личинки 2, 3, 4 возрастов; A5 – половозрелые особи (по: Рысс 1987, с изменениями)

Fig. 6. Life cycles of nematodes of the order Tylenchida. A–C – phylogenetic lines to the sedentary endoparasites: A – Pratylenchidae–Meloidogynidae; B – Rotylenchulidae–Heteroderidae; C – Anguinidae. J2, J3, J4 – juveniles of the 2, 3, 4 stage; A5 – adults (after Ryss 1987, modified).

В этой линии обе адаптации (индукция клеток-посредников и галлообразования) сцеплены, однако во второй филогенетической линии – сем Hoplolaimidae–Heteroderidae – стационарные паразитические самки гетеродерид индуцируют появление клеток-посредников питания у сосудистого пучка растения, но не вызывают реакции галлообразования. В результате растущее тело половозрелой самки прорывает покровы корня и оказывается снаружи. Следовательно, самка, оставаясь эндопаразитом по способу трофики, становится эктопаразитом в смысле топической связи с растением–хозяином (Рысс 1987, 2007б, Рис. 6В). Есть и пример реакции галлобразования без формирования клеток посредников – это сем. Anguinidae в отряде Tylenchida, где колония нематод (потомки самки-родоначальницы) живет внутри индуцируемого ими галла и перемещается внутри него, сменяя участки питания без формирования клеток-посредников (Рис. 6С).

Известно, что паразит – это организм, использующий другой организм (хозяина) в качестве источника питания и среды обитания. Следовательно, важнейшими критериями специализации у паразитических организмов служат степени развития трофической и топической связей с хозяином. У большинства паразитических организмов эти связи эволюционируют сцеплено в линии эктопаразит→эндопаразит. Эволюционная независимость специализации трофической и топической связей с растением–хозяином – характерная особенность фитонематод, обусловленная двумя различными механизмами модификации тканей растения–хозяина под воздействием паразита, поэтому для характеристики степени специализации трофической связи с хозяином логично применять термины: эктотроф→эндотроф, а для топической связи: эктотоп→эндотоп. Семейства Meloidogynidae и Heteroderidae демонстрируют сходство специализации трофической связи (стационарные эндотрофы), но различия в топической (самки мелойдогинид – эндотопы, а гетеродерид – эктотопы), тогда как Anguinidae и Meloidogynidae показывают сходство в индукции галлообразования (т. е. в топической связи с хозяином), но различие в трофике (мелойдогиниды индуцируют модифицированные клетки-посредники у сосудистого пучка хозяина, а ангвиниды этим свойством не обладают и вынуждены менять участок питания внутри галла).

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПЕРЕХОД ОТ ФИТОПАРАЗИТИЗМА К ЭНТОМОПАРАЗИТИЗМУ

Эволюция нематод отряда Aphelenchida представляет хорошую иллюстрацию перехода от фитопаразитизма к энтомопаразитизму. Филогения отряда, построенная по морфологическим признакам (Рысс 2007а), дала основание для заключения, что нематоды этого отряда произошли от микофагов и хищников. Самые примитивные представители данного отряда (нематоды надсем. Aphelenchoidea, роды *Paraphelenchus* и *Aphelenchus*) питаются исключительно за счет мицелия грибов. Примитивные виды сем. Seinuridae – хищники, прокалывающие длинным стоматостилем покровы мелких беспозвоночных. Далее нематоды этого отряда эволюционировали в двух направлениях специализации к насекомым-переносчикам. В первом направлении латентные специализированные личинки нематод становились специализированными расселительными личинками в насекомых-переносчиках, во втором – функцию расселения брали на себя неполовозрелые самки нематод – оплодотворенные, но не яйцепродуцирующие (Рысс 2007а, Рис. 7). На завершающем этапе каждого из этих двух направлений сформировались специализированные паразиты насекомых. В качестве примитивного цикла нематод, включающего двух хозяев – гриб и растение, можно привести цикл рода *Aphelenchoides*, состоящий из пяти стадий, разделенных линьками (Рис. 1В; 7А). Пятой стадией является половозрелая особь. Первая линька происходит в яйце, из оболочки которого вылупляется личинка уже второго возраста. Цикл повторяется неоднократно на мицелии гриба в пределах сапробиотического очага, или внутри больного растения, до тех пор, пока очаг существует. Для расселения в новый сапробиотический очаг (или очаг фитопатогенной инфекции) нужны личинки уже другого (расселительного) поколения – это специализированные резистентные личинки 3-го и 4-го возраста, распространяемые водными или воздушными потоками с частями больного растения или грибницы.

Следующий этап первого направления специализации – цикл рода *Bursaphelenchus* (Рис. 7В). Приобретением цикла становится насекомое-переносчик. К последнему специализируется личинка 4-го возраста так называемого «транс-

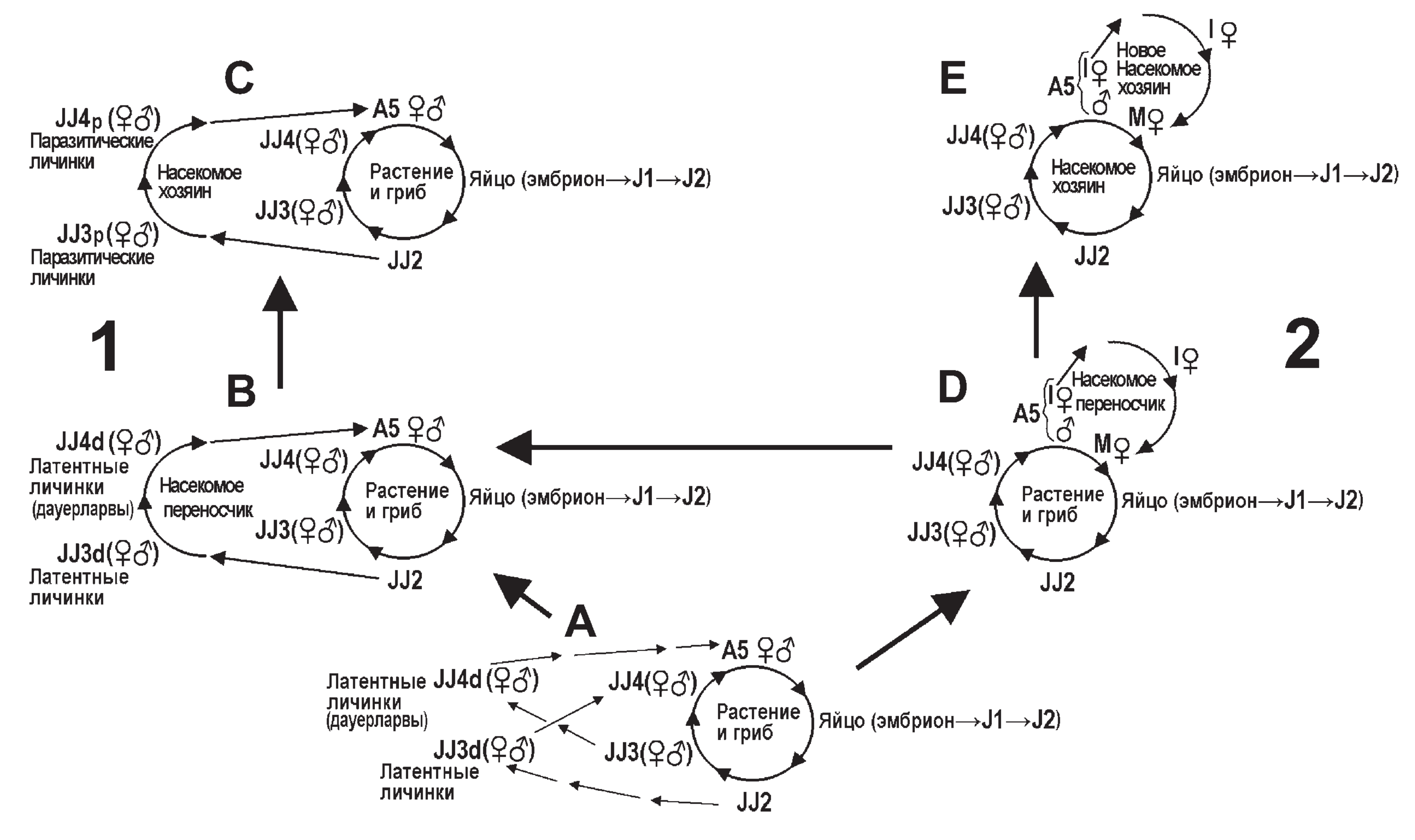


Рис. 7. Жизненные циклы нематод отряда Aphelenchida – модель эволюции (по: Рысс 2007а). A – цикл надсем. Aphelenchoidea и большинства родов сем. Aphelenchoididae (надсем. Aphelenchoidoidea); B–D – циклы надсем. Aphelenchoidoidea: B – цикл *Bursaphelenchus* (сем. Parasitaphelenchidae), *Cryptaphelenchus* (сем. Ektaphelenchidae), *Tylaphelenchus, Ruemaphelenchus* и *Sheraphelenchus* (сем. Aphelenchoididae); C – цикл *Parasitaphelenchus* (сем. Parasitaphelenchidae) и *Schistonchus* (сем. Aphelenchoididae); D – цикл большинства родов сем. Ektaphelenchidae; E – цикл сем. Acugutturidae и Entaphelenchidae. Цифрами 1 и 2 показаны направления эволюции циклов: 1 – через дисперсионных энтомофильных личинок; 2 – через дисперсионных энтомофильных оплодотворенных, но неяйцепродуцирующих самок.

Fig. 7. Life cycles of nematodes of the order Aphelenchida – model of evolution (after Ryss 2007a). A – cycle of the superfam. Aphelenchoidea and majority of genera in fam. Aphelenchoididae (superfam. Aphelenchoidoidea); B–D – cycles of superfam. Aphelenchoidoidea: B – cycle of *Bursaphelenchus* (fam. Parasitaphelenchidae), *Cryptaphelenchus* (fam. Ektaphelenchidae), *Tylaphelenchus, Ruemaphelenchus* and *Sheraphelenchus* (fam. Aphelenchoididae); C – cycle of *Parasitaphelenchus* (fam. Parasitaphelenchidae) and *Schistonchus* (fam. Aphelenchoididae); D – cycle of majority of genera in the fam. Ektaphelenchidae; E – cycle of the fam. Acugutturidae and Entaphelenchidae. Digits 1 and 2 indicate ways of the cycles specialization: 1 – via dispersal entomophilic juveniles; 2 – via dispersal entomophilic inseminated but not egg-producing females.

миссивного поколения» (в противоположность пропагативному поколению нематод внутри сапробиотического очага или растения). Эта личинка обладает очень длинным телом и имеет особое строение. У нее редуцирован стилет и глотка, в отличие от личинок пропагативного поколения (Рысс 2008). Трансмиссивная личинка прикрепляется к поверхности тела имаго насекомого под элитрами. В более специализированном цикле нематод рода *Parasitaphelenchus* личинки 3-го и 4-го возраста трансмиссивного поколения уже становятся настоящими эндопаразитами гемоцёля половозрелого насекомого (Hunt 1993, Рис. 7C).

Во втором направлении специализации циклов афеленхид к насекомым функцию расселения выполняет оплодотворенная, но не яйцепродуцирующая самка трансмиссивного поколения нематод. Эта самка также прикрепляется к поверхности тела жука и переносится им на новое больное растение (цикл нематод рода *Ektaphelenchus*, Рис. 7D). Наконец, завершающий этап второго направления специализации – цикл сем. Entaphelenchidae: растение полностью выпадает из цикла, остается лишь насекомое–хозяин (Рис. 7E). Иными словами осуществляется переход от цикла с растением и насекомым к циклу на одном хозяине – насекомом (Рысс 2007а).

ЛИТЕРАТУРА

Будыко М.И. 1977. Глобальная экология. Мысль, Москва, 327 с.

Григорьев А.А. и Будыко М.И. 1956. О периодическом законе географической зональности. *Доклады Академии наук СССР*, **110** (1): 129–132.

Добровольский В.В. 1976. География почв с основами почвоведения: Учебное пособие для студентов географических факультетов педагогических институтов. Изд. 2-е. Просвещение, Москва, 288 с.

Кралль Э.Л. и Кралль Х.А. 1978. Перестройка системы фитонематод семейства Heteroderidae на основе трофической специализации этих паразитов и сопряженной эволюции их с растениями-хозяевами. В кн.: К.М. Рыжиков (Ред.). Фитогельминтологические исследования. Наука, Москва: 39–56.

Курашвили Б.Е., Какулия Г.А. и Девдариани Т.Г. 1980. Паразитические нематоды короедов Грузии. Мецниереба, Тбилиси, 172 с.

Одум Ю. 1986. Экология. Том 1. Мир, Москва, 328 с.

Рысс А.Ю. 1981. Морфогенез женской половой системы в надсемействе Tylenchoidea (Nematoda). *Паразитология*, **15**: 533–542.

Рысс А.Ю. 1987. Типы паразитизма фитонематод и проблема эволюции надсемейств Tylenchoidea и Hoplolaimoidea (Tylenchida). *Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР, Ленинград*, **34**: 169–191.

Рысс А.Ю. 1988. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae (Tylenchida) мировой фауны. Наука, Ленинград, 368 с.

Рысс А.Ю. 2007а. Основные направления эволюции паразитизма фитонематод отряда Aphelenchida Siddiqi, 1980. *Паразитология*, **41**: 484–511.

Рысс А.Ю. 2007б. Типы паразитизма фитонематод отрядов Tylenchida и Aphelenchida. Материалы IV Всероссийской школы по теоретической и морской паразитологии (21–26 мая 2007 г., Калининград, пос. Лесное). Издательство АтлантНИРО, Калининград: 184–185.

Рысс А.Ю. 2008. Энтомофильные личинки нематод *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda: Aphelenchida: Parasitaphelenchidae), полученные при экспериментальном заражении переносчика *Monochamus urussovi* (Coleoptera: Cerambycidae). *Энтомологическое обозрение*, **57**: 221–229.

Рысс А.Ю., Виейра П. и Мота М. 2008. История расселения видов рода *Bursaphelenchus* (Nematoda: Aphelenchida: Parasitaphelenchidae). *Доклады Академии Наук. Общая биология*, **419** (1): 138–141.

Рысс А.Ю. и Чернецкая А.Ю. 2009а. Цикл развития *Paraphelenchus myceliophthorus* Goodey, 1958 (Nematoda: Aphelenchida). *Паразитология*, **43** (в печати).

Рысс А.Ю. и Чернецкая А.Ю. 2009б. Цикл развития *Bursaphelenchus mucronatus* Mamyia et Enda, 1979 (Nematoda: Aphelenchida). *Паразитология*, **43**(3): 206–224.

Спиридонов С.Э. 2002. Колонизация паразитическими нематодами различных групп беспозвоночных. В кн.: С.А. Беэр (Ред.). Теоретические и прикладные проблемы паразитологии (Труды института паразитологии, Т. 43). Наука, Москва: 225–245.

Baldwin J.G., Nadler S.A. and Adams B.J. 2004. Evolution of plant parasitism among nematodes. *Annual Review Phytopathololog*y, **42**: 83–105.

Hunt D.J. 1993. Aphelenchida, Longidoridae and Trichodoridae: Their systematics and bionomics. CAB International, Wallingford, Oxon, 352 pp.

Karssen G. 2002. The plant-parasitic nematode genus Meloidogyne Göldi, 1892 (Tylenchida) in Europe. Koninklijke Brill NV, Leiden, 157 pp.

Magalhães J., Moraes N.A. and Miguens F. 2008. Nematodes of *Rhynchophorus palmarum*, L. (Coleoptera: Curculionidae), vector of the Red Ring disease in coconut plantations from the north of the Rio de Janeiro State. *Parasitology Research*, **102**: 1281–1287.

Poinar G.O. 1972. Nematodes as facultative parasites of insects. *Annual Review of Entomology*, **17**: 103–122.

Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. *Parasitologische Schriftenreihe*, **6**: 1–435.

Ryss A. 1993. Phylogeny of the order Tylenchida (Nematoda). *Russian Journal of Nematology*, **1**: 74–95.

Ryss A., Vieira P., Mota M. and Kulinich O. 2005. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species. *Nematology*, **7**: 393–458.

Siddiqi M.R. 1986. Tylenchida: parasites of plants and insects. CAB International, Sent Albans, 645 pp.

Siddiqi M.R. 2000. Tylenchida: parasites of plants and insects. 2nd Edition. CAB International, Wallingford, Oxon, 848 pp.

Stock P. 2004. *Biology and Systematics of Nematodes, Parasites and Associates of Insects*. http://ag.arizona.edu/plp/faculty/pstock/Biology%20and%20Systematics%20of%20Nematodes–Course.htm

Stock P. 2005. Insect-parasitic nematodes: from lab curiosities to model organisms. *Journal of Invertebrate Pathology*, **89**: 57–66.

Stone A. R. 1979. Co-evolution of nematodes and plants. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, **22**: 46–61.

Subbotin S.A., Krall E.L., Riley I.T., Chizhov V.N., Staelens A., De Loose M. and Moens M. 2004. Evolution of the gall-forming plant-parasitic nematodes (Tylenchda: Anguinidae) and their relationships with hosts as inferred from Internal Transcribed Spacer sequences of nuclear ribosomic DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **30**: 226–235.

Subbotin S.A., Sturhan D., Chizhov V.N., Vovlas N. and Baldwin J.G. 2006. Phylogenetic analysis of Tylenchida Thorne, 1949 as inferred from D2 and D3 expansion fragments of the 28S rRNA gene sequences. *Nematology*, **8**: 455–474.

Представлена 15 февраля 2009; принята 1 июня 2009.